Caldasia 17 (1): 47-54, 1992

# POLINIZACION DE LAS FLORES DE *BRACHYOTUM* (MELASTOMATACEAE) POR DOS ESPECIES DE *DIGLOSSA* (EMBERIZIDAE)

**F. GARY STILES**
*Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Apartado Aéreo 7495, Santafé de Bogotá, D.C., Colombia.*

**ANA VICTORIA AYALA**
*Interconexión Eléctrica S.A., Medellín, Colombia*

**MERCEDES GIRÓN**
*Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Apartado Aéreo 1226, Medellín Colombia.*

**Resumen**
Por primera vez se registra a aves del género *Diglossa* (Emberizidae) aparentemente actuando como polinizadores en forma regular y consistente. Esta interacción involucra flores del género *Brachyotum* (Melastomataceae), supuestamente especializadas para la polinización por colibríes. Se discuten las posibles adaptaciones morfológicas de las flores, y las posibles implicaciones evolutivas para las plantas de este género, de la polinización por *Diglossa*.

**Abstract**
We present the first report of Flower-piercers of the genus *Diglossa* (Emberizidae) apparently regularly and consistently pollinating flowers supposedly specialized for hummingbird pollination, those of the genus *Brachyotum* (Melastomataceae). The possible morphological adaptations for, and evolutionary implications of, such pollination for these plants, are discussed.

## Introducción

Entre las aves que visitan flores en el Nuevo Mundo, los dos grupos que muestran mayor grado de especialización en su morfología y comportamiento son los colibríes (familia Trochilidae, los nectarívoros más especializados en toda la Clase Aves) y los "pinchaflores" o "mieleros" del género *Diglossa* (familia Emberizidae) (Stiles, 1981). Sin embargo, los tipos de especializaciones e interacciones con las flores son muy diferentes en los dos grupos. Los colibríes, con sus picos largos y delgados y capacidad de vuelo cernido y hacia atrás, están especializados para entrar a las corolas tubulares a través de la apertura distal, entrando en contacto con los órganos sexuales de la flor mientras atraviesan el tubo floral para alcanzar los nectarios en la base, y así polinizar las flores - es decir, visitan "legítimamente" a las flores. Las *Diglossa*, en cambio, tienen picos especializados para perforar las bases de las flores, permitiéndolas extraer el néctar en forma "ilegítima", sin efectuar la polinización (Skutch, 1954; Stiles, 1981). La mandíbula superior de las *Diglossa* termina en un gancho con el cual el ave sujeta las flores, mientras hace un agujero con la muy puntiaguda mandíbula inferior, a través del cual mete la lengua para extraer el néctar (Skutch, 1954; Moynihan, 1963). Así, los pinchaflores han sido considerados como ladrones de néctar altamente especializados, cuyas actividades puedan tener varios efectos sobre la visitación de las flores por sus legítimos polinizadores, los colibríes (Wolf y Stiles, 1970; Lyon y Chadek, 1971; Colwell et al., 1974; Ayala, 1985).

Existen algunos reportes de individuos de *Diglossa* (y del género muy emparentado, *Acanthidops*, cuyo pico tiene apenas sugerido el gancho) entrando las flores de *Vaccinium* (Ericaceae) en forma legítima (Stiles y Hespenheide, 1972; Lozano, 1990). Tales observaciones sugieren que estas aves puedan actuar como polinizadores de ciertas flores de tubo floral muy corto y relativamente ancho (y generalmente polinizadas por abejorros). Aparte de estas observaciones, *Diglossa* no ha sido reportado como posible polinizador, ni mucho menos como un polinizador importante de una flor aparentemente especializada para polinización por colibríes. En este artículo presentamos el primer caso de esta naturaleza: la visitación y probable polinización de las flores de *Brachyotum lindenii* Cogn. y *B. ledifolium* (Desr.) Triana, tanto por colibríes como por dos especies de *Diglossa*, en el páramo de Cumbal, Depto. de Nariño, Colombia.

**El Género Brachyotum** Los arbustos altoandinos del género *Brachyotum* (Tibouchinae, Melastomataceae) se encuentran desde el norte de Colombia hasta la parte noroccidental de la Argentina. La mayoría de las aproximadamente 50 especies tienen distribuciones restringidas y el género alcanza su máxima diversidad en el sur de Ecuador y en el Péru (Wurdack, 1953). Dentro de la gran familia Melastomataceae, este es el único género altamente especializado para la ornitofilia: las flores cuelgan verticalmente, y los pétalos imbricados forman un tubo angosto que sólo puede ser transitado por un pico largo y angosto (Fig. 1a). Las anteras se abren por un poro alargado, y presentan una flexión de tal forma que el ave que mete su pico para alcanzar el néctar, secretado en la base del tubo floral, no puede evitar tocar el pequeño espolón en contacto con el estilo (Fig. 1b). Este toque sacude la antera, la cual suelta una "polvareda" de polen que cae sobre la cara del ave, y se adhiere a su plumaje. Es prácticamente inevitable que estas plumas entren en contacto con el estigma, que sobresale unos 2-3 mm del tubo floral, en visitas subsecuentes (Fig. 1c). Hasta el momento, estas flores han sido consideradas como especializadas para la polinización por colibríes únicamente (Wurdack, 1953; Renner, 1989). Sin embargo, en este artículo describimos cómo ciertos aspectos de esta misma morfología pueden servir también para la polinización por *Diglossa*.

## Area de estudio

Este trabajo se realizó en la base norte del Nevado del Cumbal, Nariño, Colombia, a una elevación de aproximadamente 3450 m. En este sitio la vegetación del páramo, que crece sobre una planicie aluvial con pendientes suaves, está algo alterada por el pastoreo y las quemas, aunque para la fecha de nuestro trabajo, no presentaba evidencia de haber sido quemado en los últimos 3-5 años, por lo menos. La vegetación del área está dominada por arbustos de 0.5-1 m de alto, incluyendo especies de *Hypericum, Pentacalia, Diplostephium, Vaccinium, Pernettya,* y *Brachyotum.* Es común una especie de *Espeletia,* con unos pocos individuos hasta 2 m; también son comunes el pasto *Calamagrostis,* y macollas de una especie de *Puya.*

Las observaciones se llevaron a cabo en un área de unas 2 Ha alrededor de una pequeña colina de unos 10 m de alto. En la ladera de la loma protegida del viento, la vegetación arbustiva es más alta (hasta 3 m) y densa, y están presentes plantas como *Fuchsia* sp y *Bomarea* sp., con flores también visitadas por aves. A unos 200 m del área de estudio hay una barranca profunda, con vegetación de *Chusquea,* arbustos grandes, y árboles pequeños.

## Métodos

Se hicieron dos visitas al área de estudio: el 28 de junio y el 5 de julio de 1991. La primera visita, por FGS, fue dedicada a un recorrido general del área, la localización de un área específica de trabajo, y a observar las visitas de colibríes y *Diglossa* a las flores de *Brachyotum* y otras especies, en la ladera protegida de la colina. Para cuantificar la abundancia de las flores disponibles para las aves, se realizaron conteos de plantas y flores ornitófilas en dos sitios: en un transecto de 100 x 5 m a lo largo de un sendero a unos 150 m al norte de la colina, y en un transecto de ca 30 x 5 m a lo largo de la ladera protegida de la colina.

Durante la segunda visita realizamos un estudio más intensivo de la interacción ave-*Brachyotum,* mediante un proyecto de grupo. Recolectamos 20 flores de cada especie de *Brachyotum* para tomar las siguientes mediciones: largo total de la corola desde la base, y largo efectivo de la corola desde el orificio hasta la entrada de la cámara de néctar (definido para *Brachyotum*

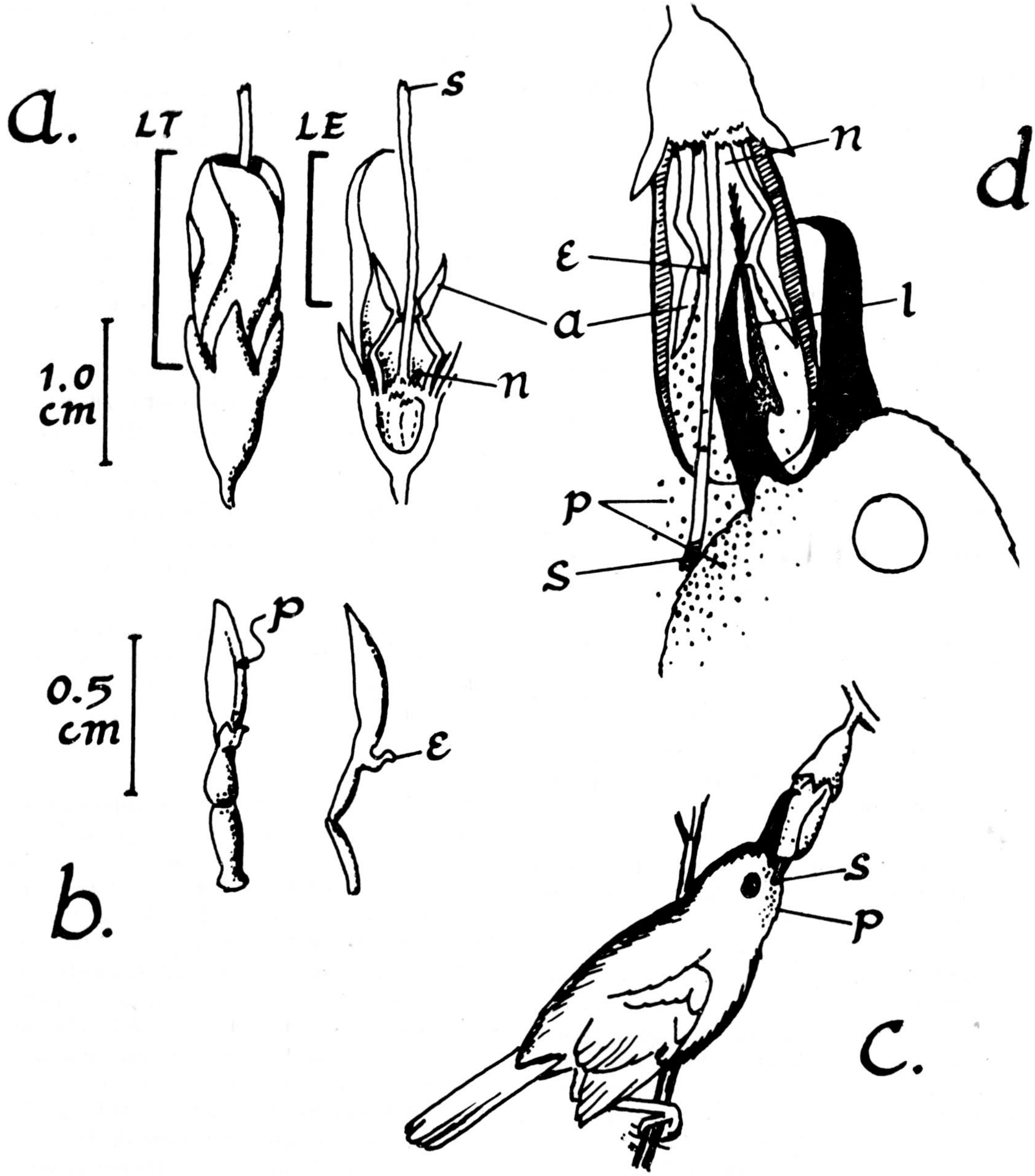

Figura 1. Morfología floral de *Brachyotum lindenii* Cogn., y la manera de su visitación por *Diglossa* spp. a. la flor de *B. lindenii.* Izquierda: vista externa; derecha: sección transversal, mostrando la disposición de los estambres. b. los estambres de *B. lindenii,* mostrando las posiciones del poro por donde se suelta el polen, y del espolón. c. la posición adoptada por *Diglossa* spp. al visitar la flor de *B. lindenii.* d. las posiciones del pico, la lengua, y la garganta de *Diglossa,* y la manera de deposición de polen por los estambres de *B. lindenii.*Abreviaciones: LT = largo total de la corola; LE = largo efectivo de la corola; a = antera; e = espolón; l = lengua; n = cámara de néctar; p = polen; s = estigma.

como el punto en que los estambres están en contacto estrecho con el estilo) (Ver Fig. 1a).

Entre las 0930 y 1030 hr medimos la cantidad de néctar en 50 flores abiertas en varios arbustos sobre la colina; las mediciones se hicieron con capilares "microcaps" Drummond de 10 y 50 μl. Luego envolvimos unas 15 de estas flores en bolsas de tul para evitar su visitación por las aves; la cantidad de néctar en estas flores fue medida de nuevo a las 1330 hr. La concentración de azúcares en 10 muestras de néctar fue medida con un refractómetro Fisher (0-32%). También recogimos 100 flores de *B. lindenii* para luego, en el laboratorio, buscar el tipo de daño (agujero basal) que normalmente hace *Diglossa* cuando visita una flor para robar el néctar.

Entre las 1000 y 1300 hr, 6 personas observaron varios arbustos de *B. lindenii* para contar las visitas realizadas por los colibríes y las *Diglossa*, y determinar los patrones de movimiento, y las interacciones entre estas aves. Colocamos 5 mallas ornitológicas (12 x 2.5 m, 30 mm ojo de malla) en la colina y en el páramo circundante durante este mismo período para la captura de las aves. Medimos cada ave capturada (culmen expuesto y total, ala-cuerda, largo de tarso y cola en mm y peso en g). Recogimos una muestra de polen del plumaje y pico de cada ave capturada, con cinta adhesiva transparente "Scotch"; cada tira de cinta con el polen adherido, se pegó a un portaobjetos para su posterior examen microscópico a 100x y 400x en el laboratorio.

Recolectamos polen de todas las plantas ornitófilas del área de estudio con el fin de usarlas como referencia para la identificación del polen recogido de las aves. Cuantificamos la abundancia de los granos de cada tipo de polen encontrando sobre el plumaje o pico de las aves según la siguiente escala: 1: 1 a 10 granos; 2: 11-25; 3: 26-50; 4: 51-100; 5: 101-250; 6: 251- 500; 7: 501-100; y 8: › 1000 granos de polen.

## Resultados

*B. lindenii* fue la planta ornitófila que más flores presentó durante el estudio, del orden de varios miles de flores por hectárea (Tabla 1). Esta especie se encontraba en su pico de floración. Sin embargo, es posible que su alta abundancia en el área se debiera en parte a perturbaciones por quemas y pastoreo. Fueron notables la abundancia y el gran tamaño de los arbustos de esta especie en la ladera protegida de la colina, donde la densidad de flores era 4 veces mayor que en las áreas planas, y algunos arbustos grandes portaban 300 o más flores. En cambio, *B. ledifolium* no solamente era mucho más escaso, sino que además ya había pasado su pico de floración y varios arbustos se encontraban sólo con frutos en maduración.

La otra especie relativamente común en las áreas de páramo abierto fue el arbusto parásito *Castilleja fissifolia,* con individuos dispersos entre los otros arbustos del área. En la ladera de la colina fueron comunes la enredadera *Bomarea* sp., con inflorescencias de flores campanuladas de color naranja, y unos pocos arbustos de *Fuchsia* sp. con flores rojo-moradas (Tabla 1).

Las flores de ambas especies de *Brachyotum* son relativamente cortas con pétalos suaves y carnosos. Las otras especies de flores ornitófilas del área presentan tubos florales más largos (Tabla 1).

Las flores abiertas de *B. lindenii* contenían un promedio de 1.9 μl de néctar (rango de 0 a 5 μl) a las 1000 hr, con una concentración promedio de 19.4% de azúcar (equivalente a 0.67 M de sacarosa). Entre las 1000 y 1300 hr, la producción de néctar era baja ($\overline{X}$ = 0.58 μl/flor) en las flores embolsadas, lo que sugiere que la máxima producción de néctar ocurre más temprano en la mañana. Notamos que la variabilidad entre flores en cuanto al contenido de néctar era bastante alta, lo cual se podría explicar, por lo menos en parte, por diferencias en la hora o la frecuencia de visitación por parte de las aves antes del comienzo de nuestras observaciones. Otro factor que probablemente influyó en esta variabilidad, fue diferencias en las edades de las flores, ya que las flores de *Brachyotum* duran varios días después del antesis (Wurdack 1953), y nosotros notamos bastante variación en la textura, y algo en el color, de las corolas. En nuestra experiencia, variación en estas características en otras flores ornitófilas del páramo (v. gr.

Tabla 1. Abundancia y dimensiones de flores ornitófilas contadas en dos transectos en el páramo de Cumbal, Nariño. transecto 1 (ca. 100 x 5 m) se localizó en un área plana, Transecto 2 (30 x 5 m) en la ladera de una colina. Los conteos se extrapolan a flores por hectárea (Transecto 1) o ¼ hectárea (Transecto 2; el área aproximada de la ladera). Para las mediciones se presentan el promedio y la desviación estándar.

| **Densidad** | ***Brachyotum lindenii*** | ***Brachyotum ledifolium*** | ***Castilleja fissifolia*** | ***Bomarea sp.*** | ***Fuchsia sp.*** |
|---|---|---|---|---|---|
| **Transecto 1** | | | | | |
| No. flores contadas | 310 | 22 | 26 | 0 | 0 |
| No. flores/hectárea | 6200 | 440 | 520 | - | - |
| **Transecto 2** | | | | | |
| No. flores contadas | 385 | 0 | 12 | 13 | 5 |
| No. flores ¼hectárea | 6415 | - | 200 | 216 | 83 |
| **Mediciones (mm)** | | | | | |
| Largo efectivo de la corola | 11.57 ± 0.99<br>(n = 20) | 10.85 ± 1.13<br>(n = 10) | 15.5 ± 2.21<br>(n = 10) | Ca. 19.5 | Ca. 27.5 |
| Largo total de la corola | 15.70 ± 1.10<br>(n = 20) | | | | |
| Color de la corola | Violeta oscuro; cáliz rojo | Blanco; cáliz rojo | Verde, bráctea bermellón | Naranja | Rojo-morado |

*Centropogon*) reflejan diferencias de edad entre las flores.

Observamos cuatro especies de aves nectarívoras visitando las flores del área de estudio: dos colibríes, *Metallura williami* y *Lesbia victoriae*, y dos pinchaflores, *Diglossa humeralis* y *D. lafresnayi*. Las dos especies de colibríes visitaron las flores de *Brachyotum* en forma legítima, insertando sus picos por el orificio del tubo floral desde una posición por debajo de la flor. A veces visitaron las flores en vuelo, pero *Lesbia* en particular casi siempre procuraba posar debajo de la flor, o se colgaba de la rama, para meter su pico. Los dos colibríes también visitaron las flores de *Castilleja* durante nuestras observaciones, y *Metallura* visitó las de *Bomarea*, siempre en forma legítima. No se observaron visitas de los colibríes a las flores de *Fuchsia*.

Las dos especies de *Diglossa* fueron observadas visitando las flores de *B. lindenii* en una manera muy particular. Desde una percha inmediatamente por debajo de la flor, el ave se estiraba hacia arriba y sujetaba la flor de tal forma que la mandíbula superior se quedaba fuera de la corola, mientras que la mandíbula inferior se inserta completamente en el tubo floral, sin perforarlo, por el orificio (Fig. 1c). La lengua aparentemente se insertaba en el tubo floral junto con la mandíbula inferior, que posiblemente la abría paso hacia la cámara de néctar a través de los estambres, tocando en el proceso los espolones de éstos y así soltando el polen (Fig. 1d). Se notaban en el campo grandes acumulaciones de polen en las gargantas de estas aves, las cuales tocaban los estigmas de las flores cuando el ave insertaba su mandíbula inferior en el tubo floral (Fig. 1d). Varias flores recogidas después de ser visitadas por *Diglossa* mostraban granos de polen adheridos al estigma, al ser examinados con una lupa de 10x. Todas las visitas de *Diglossa* que logramos observar de cerca fueron de esta forma. En cambio, en 3 visitas observadas de *D. lafresnayi* a *Bomarea* y 4 a *Fuchsia*, y en 2 visitas de *D. humeralis* a *Castilleja*, el ave sujetaba la base de la corola con la mandíbula superior y la perforaba con la mandíbula inferior para extraer el néctar en forma ilegítima, esto es, sin polinizar la flor. En una ocasión, sin embargo, un *D. humeralis* sí visitó una flor de *Bomarea* en forma aparentemente legítima; probablemente pudo alcanzar el néctar así debido a lo ancho del tubo floral (a diferencia de los tubos angostos de *Fuchsia* y *Castilleja*).

Otra indicación de que *Diglossa* siempre visita legítimamente a las flores de *Brachyotum* es el hecho de que de 100 flores examinadas, sólo 9 presentaron daños en la base, y estos eran perforaciones más grandes e irregulares que el agujero típico de *Diglossa*, probablemente hechos por abejorros (*Bombus* sp.).

En general, la tasa de visitación de las flores el 5 de julio fue muy baja; la mayoría de los observadores anotaron una visita (colibrí o pinchaflor) a las flores bajo observación en las 2-3 hr, y algunos no registraron ninguna. En sólo dos ocasiones se observó una interacción agresiva; el 28 de junio, una *D. lafresnayi* desplazó y persiguió brevemente a una *D. humeralis* de un arbusto de *B. lindenii* en la ladera de la colina; y el 5 de julio se observó un enfrentamiento breve entre *Metallura* y *D. humeralis* en otro arbusto de la misma especie, que terminó con el retiro del colibrí sin ninguna persecución. No se notó ninguna evidencia de territorialidad: con tantas flores disponibles y una densidad baja de aves, probablemente la defensa del recurso no se justificaba energéticamente (cf. Wolf et al., 1975). Más bien tuvimos la impresión de que las aves estaban recorriendo grandes áreas casi sin rumbo fijo, y sólo hubo algún encuentro agresivo cuando dos individuos coincidieron en el mismo arbusto. Sin embargo, notamos que *D. lafresnayi* sólo se encontraba en los arbustos grandes y altos en la ladera de la colina, mientras los colibríes y *D. humeralis* estaban principalmente en las zonas más abiertas y planas.

Logramos capturar 10 aves nectarívoras, incluyendo por lo menos un individuo de cada especie observada (Tabla 2). Todos los individuos, tanto de *Diglossa* como de los colibríes, portaban grandes números de granos del polen de *B. lindenii*. Como era de esperar dado la baja abundancia de las flores de *B. ledifolium*, las aves portaban sólo unos pocos granos de este polen, pero éste fue detectado en 2 de los 3 colibríes y por lo menos 3 de los 7 *Diglossa*. Fue interesante notar que el polen de *Brachyotum* se encontraba en la coronilla, la cara, y la garganta de los colibríes, pero casi exclusivamente en la garganta de los *Diglossa*, como sería de esperar al observar su forma de visitar estas flores (Fig. 1d). En cambio, relativamente pocos individuos de *Diglossa* portaban unos pocos granos de polen de otras especies.

Es evidente que los colibríes portaban polen de más especies de plantas que las *Diglossa* ($\bar{X}$ = 3.0 vs. 1.7, respectivamente). Aunque aves de los dos grupos evidentemente visitan la misma gama de flores en el área de estudio, el hecho

Tabla 2. Características mensurales y cantidades de polen portadas por las aves capturadas: **Volcán Cumbal**, Depto. de Nariño, 5 Julio 1991.

| | **Medidas** | | | | **Cantidad de polen** | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Especie de ave** | **Culmen Expuesto** | **Culmen Total** | **Cuerda del ala** | **Peso** | ***B. lind.*** | ***B. ledif.*** | ***Castill.*** | ***Bom.*** | ***Fuschs.*** | ***Loranth.*** |
| *Metallura williami ad.* | 14.6 | 17.1 | 57.8 | 6.0 | 7 | 3 | - | 1 | - | 1 |
| *M. williami ad.* | 13.8 | 15.3 | 55.5 | 5.8 | 8 | 2 | - | 2 | - | - |
| *Lesbia victoria* ♀ | 14.9 | 16.8 | 58.6 | 6.6 | 8 | - | 2 | - | - | - |
| *Diglossa lefresnayi* ♂ | 12.3 | 13.3 | 75.0 | 16.8 | 8 | 1 | 1? | | - | - |
| *D. lafresnayi* ♂ | 11.7 | 14.0 | 75.5 | 18.3 | 8 | - | - | - | - | - |
| *D. humeralis* ♀ | 10.4 | 10.9 | 59.5 | 10.7 | 8 | 1 | - | - | - | - |
| *D. humeralis* ♂ | 11.0 | 11.9 | 65.5 | 13.4 | 8 | - | - | 1 | - | - |
| *D. humeralis* ♀ | 10.9 | 11.7 | 61.0 | 11.6 | 8 | - | - | - | - | - |
| *D. humeralis* ♀ | 10.7 | 11.6 | 60.5 | 11.7 | 8 | 1 | - | 1 | - | - |
| *D. humeralis juv.* | 11.3 | 12.0 | 63.0 | 12.0 | 8 | - | 2 | - | - | - |
| *Conirostrum cinerum ad.* | 10.6 | 12.5 | 58.5 | 10.1 | 1 | - | - | - | - | - |

1 = Según la escala semi-cuantitativa presentado en el texto.

de que los colibríes las visitan en forma legítima implica que van a adquirir y portar polen de todas. Las visitas de *Diglossa* a las flores, con la excepción de *Brachyotum,* eran generalmente ilegítimas y así pocas veces tocaban las anteras de las flores.

## Discusión

Las flores de *Brachyotum* muestran todas las características del "síndrome" de polinización por colibríes, en términos de su morfología, y la cantidad y calidad de su néctar (Baker, 1976; Hainsworth y Wolf, 1972; Wolf et. al., 1976; Stiles 1981). Sin embargo, parece que *Diglossa humeralis* y *D. lafresnayi* pueden actuar como polinizadores de *Brachyotum.* El comportamiento de *Diglossa* visitando a las flores de *Brachyotum* es distinto a lo observado en otras especies, donde casi siempre es ladrón de néctar. En efecto, este es el primer reporte de *Diglossa* actuando como un probable polinizador en forma consistente. Decimos "probable" polinizador, porque para comprobar absolutamente el caso, se necesitarían otros datos (ver Spears, 1983). No pudimos asegurar, por ejemplo, que los estigmas fueran receptivos durante nuestras observaciones, aunque el hecho de que las flores de *Brachyotum* duran varios días (como es típico de flores ornitófilas de altura, ver Wolf et al., 1976) constituye un argumento en contra de un período corto de receptividad estigmática. Idealmente, hubiera sido deseable embolsar las flores visitadas para seguir el desarrollo de las semillas, pero esto no fue posible en un estudio de corto plazo como el presente. Lo que sí podemos afirmar es que las *Diglossa* aparentemente son igualmente efectivas a los colibríes como transportadores de polen; no hay nada en nuestros datos que sugiera que sean inferiores a éstos como polinizadores de *Brachyotum.* Sería importante, entonces, determinar cuáles aspectos de la morfología floral de *Brachyotum* puedan favorecer la visitación legítima por parte de *Diglossa.*

La corola de *Brachyotum* es dialipétala: los pétalos no son fusionados sino imbricados, lo que puede facilitar a *Diglossa* meter su mandíbula inferior, hasta la garganta, al tubo floral. Los pétalos son muy suaves y caen fácilmente (lo que nos causó bastantes problemas al realizar el muestreo de néctar). Un "mordisco" al estilo normal de *Diglossa* podría fácilmente desprender uno o más pétalos. Esto dejaría expuesto el nectario, causando la evaporación del néctar y muy posiblemente el cese de producción. Como las aves nectarívoras normalmente revisitan las flores para cosechar todo el néctar, es posible que una *Diglossa* perdería esta posibilidad al practicar su método habitual de "saqueo" de néctar.

Es notable que los largos efectivos de las corolas de ambas especies de *Brachyotum* sean parecidos a los largos de los picos de *Diglossa* (cf. Tablas 1 y 2). Considerando que en *Diglossa* la mandíbula inferior es más larga que la superior (15.18 ± 0.62 mm para *lafresnayi,* 12.82 ± 0.97 mm para *humeralis,* n = 10 para cada especie; especímenes medidos en el ICN), es evidente que estas aves son perfectamente capaces de alcanzar las cámaras de néctar de las dos especies de *Brachyotum.*La orientación péndula de la flor, y la colocación y forma de los estambres, asegura que cualquier visitante que introduce su pico a la flor recibirá una polvareda de polen que por su colocación casi inevitablemente entrará en contacto con el estigma de la próxima flor visitada (Fig. 1d).

Tener a *Diglossa* como visitante legítimo podría beneficiar a *Brachyotum* en varios sentidos. Por un lado, se reduce o evita el robo de néctar y los consecuentes daños florales. Además, las *Diglossa* presentan patrones de visitación igual o más favorables que los de los colibríes: recorren territorios más o menos grandes solos o en parejas; son agresivos, pero generalmente no defienden parches pequeños de flores por períodos extendidos como puedan hacer los colibríes, con sus menores requerimientos energéticos (Wolf et. al., 1976; Moynihan, 1979). Una posible ventaja de *Diglossa* como polinizador, comparado con los colibríes, es que rara vez porta polen de otras flores (porque las visita ilegítimamente). Esto disminuiría la posibilidad de que se deposite una carga mixta de polen sobre el estigma, reduciendo así la eficiencia de la polinización (Waser, 1978).

Es muy factible que la interacción *Diglossa-Brachyotum* tenga una larga historia evolutiva, dado que las *Diglossa* de las superespecies *carbonaria* (que incluye a *humeralis*) y *lafresnayi* son abundantes y altamente nectarívoros a lo largo de toda la distribución de *Brachyotum* (Vuilleumir, 1969; Moynihan, 1979; Graves, 1982; y Hilty y Brown, 1986). Para evaluar esta hipótesis, sería importante realizar estudios de la visitación de *Brachyotum* por *Diglossa* en otras regiones de los Andes, especialmente en Ecuador y el Perú cerca del centro de diversidad de *Brachyotum*.

## Agradecimientos

Este estudio se llevó a cabo como proyecto de grupo en el curso "Ecología Tropical y Biología de la Conservación", organizado por la Fundación de Educación Superior (FES) de Cali y apoyado por el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, financiado con fondos de Wildlife Conservation International y World Wildlife Fund. Agradecemos a Cristián Samper y al personal de la Reserva Natural "La Planada" por su apoyo logístico, intelectual, y moral; a los otros participantes del grupo, Marcelino Fuentes, Carlos Arturo Mejía, Bernardo Ortiz, Oscar Ortega, y María Cristina Peñuela, por su ayuda en la toma de los datos; y a los curadores y asistentes de la colección ornitológica y herbario del Instituto de Ciencias Naturales, por su ayuda en varios aspectos.

## Literatura citada

**Ayala R., A.V.** 1985. Observaciones sobre las interacciones entre el colibrí *Thalurania furcata colombica* y las flores que le sirven de alimento en un bosque subandino. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

**Baker, H.G.** 1975. Sugar concentration in nectar from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.

**Colwell, R.K., B.J. Betts, P. Bunnelle, F.L. Carpenter, & P. Feinsinger.** 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* between the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea* and its evolutionary implications. *Condor* 76: 447-452.

**Gill, F.B. & L.L. Wolf.** 1975. Nonrandom foraging by sunbirds in a patchy environment. Ecology 56: 1284-1296.

**Graves, G.R.** 1982. Speciation in the Carbonated Flower-piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84: 1-14.

**Hainswoth, F.R. & L.L. Wolf.** 1972. Crop volume, nectar concentration, and hummingbird energetics. *Comp. Biochem. Physiol.* 42: 359-366.

**Hilty, S.L. & W.L. Brown.** 1986. *A guide ot the birds of Colombia.* Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, USA.

**Lozano, I.E.** 1990. Estudio comparativo de la comunidad de aves de sotobosque de bosque primario y vegetación secundaria en la Reserva Biológica Carpanta, Colombia. Tesis de grado, U. Javeriana, Bogotá.

**Lyon, D.M. & C. Chadek.** 1971. Explotation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*), and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii. Condor* 73: 246-248.

**Moynihan, M.** 1963. Interspecific relations between some Andean birds. *Ibis* 105: 327-339.

——.1979. Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* No. 18.

**Renner, S.S.** 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann Missouri Bot. Gard.* 76: 496-518.

**Skutch, A.F.** 1954. Life histories of Central American birds: *Diglossa plumbea. Pacific Coast Avifauna* 31: 421-436.

**Spears, E.E., Jr.** 1983. A direct measure of pollinator effectiveness. *Oecologia* 57: 196-199.

**Stiles, F.G.** 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 323-351.

——,**& H.A. Hespenheide.** 1972. Observations on two rare Costa Rican finches. *Condor* 74: 101-103.

**Vuilleumier, F.** 1969. Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves: Coerebidae). A.M.N.H. Novit. No. 2381, 44 pp.

**Wolf, L.L., F.R. Hainsworth & F.B. Gill.** 1975. Foraging efficiency and time budgets in nectar-feeding birds. *Ecology* 56: 117-128.

—— **& F.G. Stiles.** 1970. The evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution* 24: 759-773.

——, ——**& F.R. Hainsworth.** 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349-379.

**Wurdack, J.J.** 1953. A revision of the genus *Brachyotum* (Tibouchinae-Melastomataceae). Mem. N.Y. Bot. Gard. 8: 343-407.